LITERATUR

1940. Baltzer, F. *Über das Verhalten ordnungsfremder Pigmentzellen bei Amphibienlarven.* Verh. S.N.G. 120. Versammlung. Locarno.

1941. —— *Untersuchungen an Chimären von Urodelen und Hyla.* Rev. Suisse de Zool., 48.

1935. Du Shane, G. P. *An experimental study of the origin of pigment cells in Amphibia.* J. exp. Zool., vol. 72.

1936. Elias, H. *Die Hautchromatophoren von Bombinator pachypus und ihre Entwicklung.* Z. Zellforsch., Bd. 24.

1937. —— *Zur vergl. Histologie und Entwicklungsgeschichte der Haut der Anuren.* Z. mikrosk.-anat. Forsch., Bd. 41.

1939. —— *Die adepidermalen Melanophoren der Discoglossiden, ein Beispiel für den phylogenetischen Funktionswechsel eines Organs, seinen Ersatz in der frühern Funktion durch ein neues Organ und sein schliessliches Verschwinden.* Z. Zellforsch., Bd. 29.

1940. Rosin, S. *Zur Frage der Pigmentmusterbildung bei Urodelen.* Rev. Suisse de Zool., Bd. 47.

1936. Twitty, V. C. *Correlated genetic and embryological experiments on Triturus.* J. exp. Zool., Bd. 74.

(Zoologisches Institut Bern.)

---

## No 17. **A. Stäuble.** (Freiburg, Schweiz). — Über den Brustschulterapparat sowie die hypaxonische Rumpfmuskulatur bei den *Amblystomidae* und *Hynobiidae*[1].

Die Entwicklung des Brustschulterapparates der Anuren sowie der Salamandriden ist in neuerer Zeit durch verschiedene Autoren untersucht und einigermassen sichergestellt worden. Gerade für die offenbar besonders wenig evoluierten Gruppen der *Amblystomidae* und *Hynobiidae* wurde dagegen die Morphogenese dieser Organe, mit Ausnahme der Angaben von Wiedersheim (1889/90/92) über den Axolotl, nicht näher un-

[1] Die ausführliche Arbeit erscheint in der *Revue Suisse de Zoologie*, T. 49.

tersucht. ENGLER hat 1929 für *Salamandra* eine „unpaare" Anlage des a u t o c h t h o n entstehenden Sternums festgestellt und dieses Verhalten als für die Urodelen typisch bezeichnet, während nach WIEDERSHEIM beim Axolotl und bei *Salamandra maculosa* Laur. das Brustbein ausdrücklich eine paarige Anlage erfahren soll. Aus dem Gesagten rechtfertigt sich bereits die vorliegende Untersuchung, wobei im weiteren auch Veränderungen beobachtet wurden, die sich am Brustschulterapparat des Axolotl während der Metamorphose abspielen und offenbar für eine mehr oder weniger weitgehende Adaptation ans Landleben charakteristisch sind. Schliesslich sollen einige Resultate mitgeteilt werden, welche die hypaxonische Rumpfmuskulatur dieser Gruppen betreffen.

## 1. *Ontogenese des Sternums.*

1. Die vorknorpelige Anlage des Sternums von *Amblystoma mexicanum* (Sharo) ist bei einer Larve von 60 mm Länge deutlich paarig. Nur die schwachen Mesenchymverdichtungen an den vorderen Enden der craniad konvergierenden Sternalstreifen lassen, höchst wahrscheinlich wegen der geringen Differenzierung, die Trennung nicht deutlich erkennen.

2. Die Verknorpelung schreitet caudocraniad fort. In dem Zeitpunkt, in welchem die vorderste Partie der Anlage verknorpelt, ist diese hier bereits deutlich unpaar geworden.

3. Die vorliegenden Schnittserien scheinen dafür zu sprechen, dass das Material der Sternalstreifen zum grossen Teil aus den Myocommata der *Rectus*-Muskulatur stammt.

4. Die ontogenetischen Daten erlauben keine Schlussfolgerung auf ein Sternum, das p h y l o g e n e t i s c h - p r i m ä r c o s t a l e r Natur gewesen wäre.

5. Eine phylogenetisch-primäre Form des Sternums ist möglicherweise bei *Necturus maculatus* Raf. gegeben. Es besteht hier aus zur Hauptsache transversal ausgedehnten Knorpelstücken, die, segmental hintereinander gelegen, die beidseitigen *Myocommata* der *Rectus*-Muskulatur verbinden (WIEDERSHEIM 1892).

6. Bei *Hynobius peropus* Boul. ist ebenfalls eine im Wesentlichen paarige Anlage des Sternums vorhanden. Die Sternalstreifen

liegen aber zuerst der *Rectus*-Muskulatur oberflächlich auf, während sie beim Axolotl ab origine der Bauchmuskulatur medial ansitzen. Im übrigen entwickelt sich das *Hynobius*-Sternum ähnlich dem des Axolotl.

7. In einer umfangreichen Arbeit über „*The ontogeny and phylogeny of the sternum*" vertritt HANSON 1919 die Auffassung, dass der Sternalapparat sog. primitiver Tetrapoden, und, wie der Autor ausdrücklich bemerkt, offenbar auch bei „*Siredon*" wenigstens in seiner vordersten Partie in Kontinuität mit der *Pars coracoidea* angelegt und erst später von dieser abgegliedert werde. Demgegenüber geht aus meinen Befunden sowohl für die untersuchten *Hynobius*-Arten, wie auch für *Amblystoma mexicanum* (Sharo) mit aller Deutlichkeit hervor, dass von einem solchen Zusammenhang keine Rede sein kann.

## 2. *Ontogenese des Schultergürtels.*

Vergleicht man den Brustschulterapparat des neotenischen Axolotl mit demjenigen des metamorphosierten, so fällt in der *Norma basilaris* zunächst die abweichende Proportionierung auf. Der Gürtel der Wasserform ist kurz und breit. Die *Fossae glenoidales* sind relativ kleiner. Die Ossifikation des Gürtels ist wesentlich geringer. Demgegenüber zeigt die ventrale Gürtelansicht der Landform relativ geringere Breite, grössere *Fossae glenoidales* und weit stärkere Verknöcherung. Gestalt und Struktur des Brustschulterapparates zeigen also eine deutliche Beziehung zu den Unterschieden in der funktionellen Beanspruchung. Besonders auffallend ist das auch in der Extremitätenmuskulatur. Zum besseren Vergleich von Wasser- und Landform wurden thyroxinbehandelte, fast ganz metamorphosierte Tiere mit gleich alten Kontrollarven verglichen. Die entsprechenden Schnittserien lassen eine auf diesen Stadien beschleunigte Entwicklung des Sternums der Thyroxintiere und eine stärkere Ossifikation des Skelettes erkennen.

Bei einem thyroxinbehandelten Axolotl von 49 mm Länge ist das Sternum mit dem rechten Coracoid auf breiter Ausdehnung verwachsen. Möglicherweise handelt es sich um eine durch die Thyroxinwirkung bedingte Disharmonisierung des Entwicklungsgeschehens.

Bei *Hynobius peropus* Boul. zeigt der Vergleich des Brustschulterapparates eines erwachsenen Tieres mit dem einer Larve von 47 mm Länge im Wesentlichen gleiche Proportionierung. Der larvale Schultergürtel ist in einem Wachsplattenmodell in 50-facher Vergrösserung dargestellt worden. Die Ossifikation hat erst begonnen. Die Formbildung des Sternums ist noch nicht abgeschlossen. Am caudalen Ende trägt das Sternum zwei Fortsätze, die später als solche verschwinden.

Ein Vergleich der Gürtel verschiedener *Urodelen* ergibt, dass mit fortschreitender Adaptation ans Landleben die Ossifikation stärker wird; ferner kommt bei mehr oder weniger weitgehender kataplastischer Verkleinerung der freien Extremitäten namentlich eine Verschmälerung der drei Hauptabschnitte (*Pars coracoidea*, *Pars procoracoidea* und *Pars scapularis*) zustande.

## 3. *Hypaxonische Rumpfmuskulatur.*

Die Seitenrumpfmuskulatur besteht beim n e o t e n i s c h e n A x o l o t l aus vier deutlich unterscheidbaren Schichten. Von aussen nach innen folgen: *M. obliquus externus superficialis*, *M. obliquus externus profundus*, *M. obliquus internus*, *M. transversus*. Die Fasern des *M. obliquus externus superficialis* verlaufen ventrocaudad und steil (Hauptausdehnung: dorsoventral). Die beiden mittleren Schichten (*M. obliquus externus profundus* und *M. obliquus internus*) zeigen gekreuzten Faserverlauf. Die Fasern sind stark geneigt. Der *M. transversus* verläuft wieder steil und ventrocraniad. Nach Hofbauer 1934 würde im Faserverlauf zwischen a q u a t i l e n und vorwiegend t e r r e s t r i s c h e n Urodelen ein wesentlicher Unterschied bestehen. Dabei unterscheidet dieser Autor aber auf alle Fälle nur drei Schichten der Seitenrumpfmuskulatur, wobei die mittlere bei den Wasserformen ventrocraniad, bei den Landformen dagegen ventrocaudad verlaufen soll. Der Widerspruch zu meinen Befunden ist offensichtlich darin begründet, dass Hofbauer im einen Fall den *M. obliquus externus profundus*, im andern aber den *M. obliquus internus* nicht festgestellt hat. Die ventrale Rumpfmuskulatur wird durch den schwachen *M. rectus superficialis* und den kräftigeren *M. rectus profundus* gebildet. Im Gegensatz zu den Angaben von Hofbauer finde ich bei Wasser- und Landform wesentlich gleiche

Streichrichtung und in beiden Fällen vier Schichten. Der *M. obliquus internus* der Landform ist jedoch auffallend schwach und vielleicht gerade deshalb von Hofbauer übersehen worden. Dagegen stimmen meine Befunde überein mit den von Maurer (1892/1911) für den Axolotl beschriebenen Verhältnissen.

Dank einem umfangreichen Material von zwei *Hynobius*-Arten konnte auch die Muskulatur dieser primitiven Urodelen erstmalig genauer untersucht werden. Dabei fand ich in Schnittserien von *Hynobius peropus* Boul. von 37-47 mm Länge wiederum deutlich die vier erwähnten Schichten der Seitenrumpfmuskulatur. Der *M. obliquus externus profundus* erstreckt sich aber hier nicht bis zur Rückenmuskulatur. Im Laufe der weiteren Entwicklung wird die dorsoventrale Ausdehnung des *M. obliquus internus* bis zum dorsalen Rande des *M. obliquus externus profundus* reduziert, und es findet eine oberflächliche Verschmelzung der beiden mittleren Schichten (*M. obliquus externus profundus* und *M. obliquus internus*) statt, sodass die genannten Elemente zunächst als ein einziger Muskel imponieren. Der Faserverlauf ist gleich wie beim Axolotl. Beim erwachsenen *Hynobius* fehlt die an *Amblystoma* festgestellte Differenzierung der *Rectus*-Muskulatur.

An den *Hynobius*-Arten ist im Vergleich zum neotenischen Axolotl eine sehr viel stärkere Ausbildung der Schultergürtelmuskulatur zu beobachten, was offensichtlich mit der grösseren mechanischen Beanspruchung bei terrestrischer Lokomotion zusammenhängt.

---

## WICHTIGSTE LITERATUR

1929. Engler, E., *Untersuchungen zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Brustschulterapparates der Urodelen.* Acta zool., Bd. X.

1919. Hanson, E. B., *The ontogeny and phylogeny of the sternum.* Amer. Journ. Anat., Vol. 26.

1934. Hofbauer, K., *Untersuchungen an der Rumpfmuskulatur einiger urodeler Amphibien.* Biologia generalis, Bd. X.

1929. Kälin, J., *Über den Brustschulterapparat der Krokodile.* Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich, Jahrg. LXXIV.

1892. Maurer, F., *Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien, etc.* Morph. Jahrb., XVIII.

1911. —— *Die ventrale Rumpfmuskulatur von Menobranchus, Menopoma und Amphiuma, etc.* Jena. Zeitschr., Bd. 47.

1889. Wiedersheim, R., *Über die Entwicklung des Schulter- und Beckengürtels.* Anat. Anz., Bd. 4.

1890. —— *Weitere Mitteilungen über die Entwicklung des Schulter- und Beckengürtels.* Anat. Anz., Bd. 5.

1892. —— *Das Gliedmassenskelett der Wirbeltiere.* Jena.